

ONBEKEND IS ONBEMIND: DE MARIENE FAUNA VAN VLAAMSE STRANDEN

Steven Degraer, Bregje Beyst, Tom Gheskiere & Magda Vincx

Universiteit Gent, Vakgroep Biologie, Sectie Mariene Biologie
K.L. Ledeganckstraat 35, B-9000 Gent, België
E-mail: Steven.Degraer@rug.ac.be

Vlaamse stranden: een marien habitat

Gedurende het – voortdurend langer wordende – toeristische seizoen zoeken honderdduizenden toeristen de zon en zee van de Vlaamse kust op. Hierbij vormen zandstranden één van de belangrijke attracties. Naast hun belang voor het toerisme vervullen de stranden een belangrijke rol bij de kustverdediging. Omwille van het toerisme en de kustverdediging zijn stranden onderworpen aan tal van antropogene invloeden: strandopspuitingen en –profileringen, de constructie van dijken en strandhoofden en het 'opruimen' van de vloedmerklin zijn algemene verschijnselen langsheen nagenoeg de volledige Vlaamse kustlijn. Aangezien (Vlaamse) zandstranden veelal als 'biologische woestijnen' werden (en nog steeds worden) beschouwd, wordt de ecologische impact van dergelijke activiteiten als minimaal beschouwd.

Alhoewel zandstranden – in tegenstelling tot rotskusten – op het eerste zicht weinig tot geen leven schijnen te bevatten, mag hun ecologisch belang echter niet worden onderschat. Indien de antropogene verstoring minimaal is, vormen zandstranden een ideaal broedbiotoop voor verschillende vogelsoorten. Sinds de oprichting van het strandnatuurreservaat 'Baai van Heist' (1997), met beperkte toegankelijkheid gedurende het broedseizoen, broeden opnieuw dwergsterren *Sterna albifrons* en bontbekplevieren *Charadrius alexandrinus* op de Vlaamse stranden (Van Waeyenberghe et al., 1999). Buiten het broedseizoen vervullen de stranden een belangrijke ecologische rol als foerageergebied voor tal van vogelsoorten (o.a. verschillende soorten meeuwen, scholeksters *Haematopus ostralegus* en drieteenstrandlopers *Calidris alba*) (Engledow et al., 2001). Hun voedsel bestaat voornamelijk uit aangespoeld organisch materiaal, maar ook bodemdieren. Een rijk bodemleven wordt dan ook op de Vlaamse stranden verwacht.

De bentische fauna (= fauna geassocieerd met de bodem) wordt opgesplitst in twee grote groepen: (1) de infauna (= organismen levend in de bodem of 'benthos') en (2) de epi- en hyperfauna (= organismen levend op de bodem en in de onderste laag van de waterkolom). Verdere indelingen, volgens grootteklasse, omvatten de meiofauna (μm niveau), de macrofauna (mm niveau) en de megafauna (cm niveau).

Het benthisch habitat van zandstranden wordt voornamelijk gekarakteriseerd door de gradiënt van het terrestrische naar het mariene milieu: van de supralittorale, over de littorale (= intergetijdenzone), naar de sublittorale zone. De vloedmerklin vormt hierbij een vrij scherpe grens tussen beide systemen. Andere habitat-structurerende factoren op zandstranden omvatten het getijdenverschil, het golfklimaat (o.a. hoogte en periode van de overslaande golven), de hellingsgraad en het sediment, zoals samengevat in het 'morfodynamisch strandclassificatie systeem' van Masselink en Short (1993) en de 'beach state index' van McLachlan et al. (1993).

De Vlaamse stranden worden gekenmerkt door een semi-diurnaal getijdenregime, met een getijdenverschil van 4.5 - 5 m bij springtij en 3.7 - 3.9 m bij doodtij. De modale golfhoogte en -periode bedragen respectievelijk 0.5 m en 3 s (maximum: 3.5 m en 7 s) (Anoniem, 1998). De stranden zijn alle opgebouwd uit fijn- tot mediumzandige sedimenten (Degraer S., niet gepubliceerde gegevens). De breedte van de intergetijdenzone bedraagt 250 tot > 500 m (Degraer et al., in druk).

Alhoewel de morfologie van de Vlaamse stranden langsheen de volledige Vlaamse kust zeer gelijkaardig is, kan toch een morfologische gradiënt van west naar oost worden waargenomen. De westelijke kustzone (Belgisch-Franse grens tot Oostende) wordt gekenmerkt door licht hellende, fijnzandige stranden, terwijl steilere, fijn- tot mediumzandige sedimenten eerder de oostelijke kustlijn (Oostende tot Belgisch-Nederlandse grens) domineren (Degraer et al., in druk). Deze – in oorsprong natuurlijke – gradiënt is momenteel onderbroken door de havenmuren van Zeebrugge. Deze constructie wijzigde de oorspronkelijk aanwezige getijdenstromingen met een verhoogde sedimentatie op de nabijgelegen stranden als gevolg en leidend tot zeer brede (tot > 700 m), licht hellende stranden. De haven van Zeebrugge vormt dan ook een belangrijke schakel bij het ontstaan van 'De Baai van Heist'.

De Vlaamse stranden worden volgens het systeem van Masselink en Short (1993) geklasseerd als ultra-dissipatieve (UD stranden, vnl. westelijke stranden) en 'low tide bar/rip' stranden (LTBR stranden, vnl. oostelijke stranden). Een afwisseling van zwinnen en strandruggen is voornamelijk op de westelijke stranden aanwezig.

Naast de 'klassieke' intergetijdenzone, zoals hierboven beschreven, wordt de intergetijdenzone van het strand van 'De Baai van Heist' verder gekenmerkt door de aanwezigheid van een depressie in het hoogste deel van de littorale zone. Op geregelde tijdstippen wordt deze depressie door zeewater overspoeld waardoor een zoutwaterpoel ontstaat. Door bezinking van het – in het zeewater zwevende – materiaal, draagt een dergelijke poel bij tot een lokale organische aanrijking en verslibbing van het sediment. Een dergelijk habitat is uniek voor de Vlaamse stranden.

Onderzoek: de historie

Vanaf 1995 wordt aan de Sectie Mariene Biologie (Universiteit Gent) onderzoek verricht naar de ruimtelijke verspreiding en seizoenale variatie van verschillende benthische componenten op Vlaamse stranden. De studie van de zonatiepatronen van het macrobenthos op het strand van De Panne (Elliott et al., 1997) en van de tidale variatie binnen het hyperbenthos op het strand van Zeebrugge-Bad (Lock et al., 1999) vormden hierbij het pionierswerk. Het onverwacht rijke benthische leven op beide stranden resulteerde in nieuw en uitgebreid onderzoek. De zonatiepatronen en seizoenale variabiliteit van het macrobenthos van het strand van De Panne werden gedetailleerd onderzocht in 1996 (Degraer et al., 1999a), terwijl tegelijk een uitgebreid onderzoek van de ruimtelijke en temporele variatie van het epi- en hyperbenthos langsheen de volledige Vlaamse kust werd verricht (Beyst et al., 1999, 2001a, 2001b, 2002, submitted a, b). Het onderzoek naar het macrobenthos van de Vlaamse stranden werd verder uitgebreid langsheen de volledige Vlaamse kust in 1997 en richtte zich voornamelijk op de relatie tussen de strandmorfologie en het macrobenthos (Degraer et al., in druk). Trofische interacties, toegespitst op schol *Pleuronectes platessa*, werden onderzocht door Beyst et al. (1999). In het kader van een onderzoek naar de impact van het toerisme op de fauna van Europese zandstranden (LITUS project), wordt vanaf 2000 het meiobenthos van het strand van De Panne onderzocht (Gheskiere et al., in druk).

Verschiedende licentiaatsscripties werden in het kader van de bovenvermelde studies uitgevoerd: De Neve (1996), Lock (1996), Mouton (1996), Meert (1997), Volckaert (1998), Willekens (1998), Buyse (1999), D'Hondt (1999), De Backer (2001) en Hoste (2001).

Als gevolg van het uitgevoerde onderzoek is momenteel een degelijke kennis van de ruimtelijke en temporele verspreiding van de meeste benthische componenten van het Vlaamse strandecosysteem voorhanden. Het verdere onderzoek richt zich dan ook op heel specifieke doelstellingen: de ecologische effecten van het strandtoerisme, het ecologisch belang van zwinen, de structuur van het voedselweb, respiratie en metabolisme op zandstranden, etc.

Het onderzoek van de mariene fauna van 'De Baai van Heist' beperkte zich tot het macrobenthos van de littorale zone en de vloedmerklijn. Net buiten het reservaat werd ook het epi- en hyperbenthos bestudeerd. Behalve enkele exploraties van het macrobenthos van de zoutwaterpoel in 'De Baai van Heist' door de Strandwerkgroep, werd dit habitat nog niet systematisch onderzocht.

Het mariene benthos: een overzicht

Meiobenthos: supralittorale, littorale en sublittorale zone

Op het strand van De Panne werden tien meiofauna taxa aangetroffen: Nematoda, Turbellaria, Polychaeta, Oligochaeta, Gastrotricha, Tardigrada, Ostracoda, Harpacticoida, Calanoida en Amphipoda. De totale meiobenthische densiteit van het strand van De Panne steeg van het hoog- naar het laagstrand toe (van 56 tot 3581 ind. 10 cm⁻²). Vrijlevende mariene nematoden domineerden de meiofauna (tot 97 %). In totaal werden 87 soorten nematoden (67 genera en 28 families), waaronder enkele soorten nieuw voor de wetenschap, onderscheiden. Ook de soortenrijkdom aan nematoden steeg van het hoog- naar het laagstrand toe (van 12 tot 45 spp. 10 cm⁻²) en bereikte een maximum ter hoogte van het midden van het strand. De nematofauna is gestructureerd in drie soortenassociaties, duidelijk gerelateerd met de hoogte op het strand: supralittorale zone, hoge en lage deel van de littorale zone. Indicatorsoorten voor de droog strand soortenassociatie zijn *Rhabditis* sp. en *Axonolaimus helgolandicus*, terwijl de hoge littorale zone gekenmerkt wordt door *Trissonchulus benepapilosus*, *Dichromadora hyalocheile* en *Parachromadorita* sp. en de lage littorale zone door vele soorten, zoals *Odontophora phalarata*, *O. rectangula*, *Cyartonema elegans* en *Chaetonema riemanni*. Alhoewel duidelijk gezoneerd verspreid werd echter aangetoond dat de beide littorale soortenassociaties niet strikt van elkaar gescheiden voorkomen, maar eerder een graduele overgang van de ene naar de andere soortenassociatie vertonen.

Macrobenthos: littorale zone

In vergelijking met het subtidale macrobenthos van de Belgische kustzone (Degraer et al., 1999b) werd slechts een laag aantal soorten (totaal: 35 soorten) op de Vlaamse stranden aangetroffen, maar werden algemeen hogere dichtheden (tot 15000 ind. m⁻²) waargenomen. Een duidelijk zonatiepatroon, waarbij iedere soort op een heel specifieke hoogte en in specifieke dichtheden voorkomt, wordt waargenomen langsheen de intertidale gradiënt. Gebaseerd op soortspecifieke zonatiepatronen werden twee macrobenthische soortenassociaties onderscheiden: de hoge en lage littorale soortenassociatie. Beide associaties worden van elkaar gescheiden ter hoogte van het midden van het strand. Het macrobenthos van de lage littorale zone wordt beschouwd als een intertidale 'uitloper' van een typisch sublittorale gemeenschap en wordt gedomineerd door de polychaeten *Pygospio elegans*, *Eteone longa* en *Capitella capitata*. Het macrobenthos van de lage littorale zone vertoont slechts weinig variatie langsheen de Vlaamse kust. Het macrobenthos van de hoge littorale zone daarentegen is sterk gecorreleerd met de verschillende types stranden. In de hoge littorale zone van LTBR stranden (hoofdzakelijk oostelijke kustzone) wordt een vrij arme macrobenthische fauna,

met polychaeten als *Hesionides arenaria* en *Ophelia rathkei*, gevonden. De hoge littorale zone van UD stranden (hoofdzakelijk westelijke kustzone) is heel wat rijker en wordt gedomineerd door de amphipode *Bathyporeia pilosa*, de isopode *Eurydice pulchra* en de polychaet *Scolecopsis squamata*. De hydrodynamisch ruwe condities van de hoge littorale zone ter hoogte van LTBR stranden zouden verantwoordelijk zijn voor de macrobenthische verarming.

Macrobenthos: vloedmerklijn

Naast een typisch terrestrische fauna (voornamelijk Diptera en Coleoptera), *in situ* mariene fauna (voornamelijk Amphipoda en Polychaeta) en 'toevallige' mariene fauna (voornamelijk Cirripedia) wordt de vloedmerklijn bewoond door tal van vloedmerklijn-specifieke organismen. De soortensamenstelling is rechtstreeks gecorreleerd met de meteorologische condities (o.a. windrichting). De vloedmerklijn-specifieke fauna van de Vlaamse stranden wordt gedomineerd door Diptera (e.g. *Thoracochaeta zosterae* en *T. brachystoma*), Staphylinidae (e.g. *Cafius xantholoma*, *Cotysops subniger* en *Omalius riparium*) en de amphipode *Talitrus saltator*. Deze soorten zijn uitsluitend abundant aanwezig nabij het strandnatuurreservaat 'De Baai van Heist'. Mogelijks is de afwezigheid van antropogene verstoring binnen het reservaat (o.a. betreding en verwijdering van de vloedmerklijn) hiervoor verantwoordelijk.

Hyperbenthos: surfzone

Alhoewel de surfzone wordt gekenmerkt door ruwe condities (o.a. sterke schommelingen in tal van omgevingsvariabelen zoals temperatuur, saliniteit en turbulentie), werden niet minder dan 180 hyperbenthische soorten langsheen op de Vlaamse stranden aangetroffen. De jaargemiddelden van de densiteit (> 1000 ind. 100 m^{-2}) en biomassa ($0.3 - 3 \text{ g AFDW } 100 \text{ m}^{-2}$) zijn hoog in vergelijking met het subtidale hyperbenthos van de Noordzee. Dit kan worden verklaard door de aanwezigheid van dichtbijgelegen hyperbenthosrijke zandbanksystemen en het Westerschelde-estuarium, een belangrijke kinderkamer voor tal van hyperbenthische soorten. Het hyperbenthos van de Vlaamse stranden wordt inderdaad gedomineerd door vroege levensstadia (= merohyperbenthos) van verschillende – dikwijls commercieel belangrijke – soorten, zoals platvissen, garnalen en krabben. Omwille van het grote trofische belang van andere dominante taxa, zoals Mysidacea (90 % van het permanent aanwezige hyperbenthos of holohyperbenthos), als voedselbron voor grotere vissen en garnaalachtigen, vervult het hyperbenthos een belangrijke rol binnen het voedselweb van het Vlaamse strandecosysteem. Naast de seizoenale variatie in de verspreiding van het hyperbenthos, wordt deze verspreiding voornamelijk bepaald door de hydrodynamische condities en de lokale strandmorfologie. Hoge dichtheden aan holohyperbenthos werden hoofdzakelijk op licht hellende, brede

stranden aangetroffen, terwijl merohyperbenthische organismen voornamelijk werden gevonden op stranden met een intermediaire helling en een hoge turbiditeit.

Epibenthos: surfzone

Ondanks hun hoge turbiditeit en ruwe hydrodynamische condities worden op Vlaamse stranden een hoog aantal soorten aan epibenthische organismen aangetroffen (34 soorten). De soortensamenstelling van deze gemeenschap is gelijkaardig aan deze van andere Noordzeestranden en wordt gedomineerd door slechts enkele soorten: de grijze garnaal *Crangon crangon* (80 %) en vissen, zoals juveniele schol *P. platessa*. Naast deze soorten, die permanent op de Vlaamse stranden aanwezig zijn, bewonen tal van andere soorten de Vlaamse stranden slechts gedurende (soort-specifieke) perioden. Deze migraties zouden gerelateerd zijn aan temperatuurschommelingen, maar evenzeer aan de kinderkamerfunctie van de Vlaamse stranden (o.a. griet *Scophthalmus rhombus*) of het gebruik van de stranden als transitiezone tussen de Westerschelde en de open zee (o.a. juveniele zeebaars *Dicentrarchus labrax*). De geografische positie van de Vlaamse zandstranden bepaalt dus in hoge mate het ecologisch belang voor het epibenthos. Door de geringe diepte en hoge turbiditeit dragen zandstranden mogelijks bij tot de overlevingskansen van juveniele levensstadia: bescherming tegen grotere predatoren (refugium functie van zandstranden). De Vlaamse stranden vormen tevens een belangrijk foerageergebied voor verschillende epibenthische soorten (foerageerfunctie van zandstranden). Eénjarige schol *P. platessa*, bijvoorbeeld, voedt zich met het macrobenthos van het hoogstrand (o.a. *S. squamata*).

Nood aan bescherming?

De supralittorale en littorale zones van zandstranden vormen een bentisch habitat gekenmerkt door sterke schommelingen van verscheidene omgevingsvariabelen (o.a. waterverzadiging, hydrodynamiek, temperatuur en saliniteit). Omwille van de bufferende werking van zeewater is de grootte van deze schommelingen positief gecorreleerd met de hoogte op het strand. Slechts weinig soorten zijn aan een dergelijk extreem milieu aangepast. Biologische interacties op zandstranden zijn dan ook beperkt: de gemeenschapsstructuur wordt voornamelijk fysisch bepaald. De soorten die zich aan het leven op een zandstrand hebben aangepast, bereiken er echter wel zeer hoge dichtheden.

Binnen de littorale zone dragen de hoge dichtheid van de aanwezige soorten en hun aanpassingen aan het extreme milieu bij tot een hoge tolerantie ten opzichte van bijkomende (fysische) verstoring. De weinige onderzoeken, die totnogtoe naar de ecologische impact van antropogene fysische verstoring op zandstranden werden

uitgevoerd, duiden op een lage impact en/of een snel herstel van de (macro)benthische gemeenschappen.

Grootschalige activiteiten, als strandsuppleties, kunnen evenwel een langduriger effect veroorzaken, maar ook hier wordt een volledig herstel verwacht. Enkel wanneer de oorspronkelijk aanwezige habitatkenmerken (o.a. sedimentologie en hellingsgraad) sterk worden gewijzigd, wordt een verandering in benthische fauna verwacht.

Ook over de impact van het wegvangen van mariene organismen in de littorale zone is weinig gekend. Het 'pierensteken' veroorzaakt niet enkel het selectief weghalen van grote strandpieren *Arenicola marina*, maar ook een drastische fysische verstoring van de bodem. Het gebruik van warrelnetten nabij de laagwaterlijn veroorzaakt een selectieve vangst van grotere epibenthische vissen. De mate waarin het mariene strandecosysteem zich onder druk van dergelijke activiteiten kan handhaven is afhankelijk van de frequentie en intensiteit van deze activiteiten.

Binnen de supralittorale zone werden wel reeds duidelijke effecten van menselijke activiteiten aangetoond. Het opruimen van de vloedmerklin langsheen (nagenoeg) de volledige Vlaamse kust, veroorzaakt het verdwijnen van een volledig habitat en bijgevolg ook van de geassocieerde fauna. Vloedmerklin-specifieke fauna werd enkel abundant aangetroffen ter hoogte van het natuurreservaat 'De Baai van Heist', één van de weinige Vlaamse stranden waar de vloedmerklin niet wordt weggehaald.

Ook de betreding van het droogstrand, als gevolg van het strandtoerisme, heeft een duidelijke invloed op het benthos. Op plaatsen waar veel toeristen komen daalt de dichtheid van de strandvlo *T. saltator* (Weslawski et al., 2000). Gecombineerd met het verdwijnen van de vloedmerklin, is de hoge toeristische druk op de Vlaamse stranden mede verantwoordelijk voor de beperkte verspreiding van de standvlo langs de Vlaamse kust. Opnieuw worden hoge dichtheden van de strandvlo gevonden in 'De Baai van Heist'. Betreding door toeristen zou verder ook verantwoordelijk zijn voor de gewijzigde gemeenschapsstructuur van de nematoden op het droogstrand. Op sterk toeristische stranden (vnl. ter hoogte van badsteden) wordt het hoogstrand gedomineerd door robuuste, opportunistische soorten nematoden (o.a. *Rhabditis* sp. en *A. helgolandicus*), terwijl meer fragiele, meer gespecialiseerde soorten (o.a. *Trissonchulus benepapilosus* en *Cyartanema elegans*) domineren op stranden met een beperkte toeristische druk.

Als gevolg van de (vermoedelijke) hoge tolerantie van de benthische fauna van de littorale zone t.o.v. tal van menselijke activiteiten, zijn geen specifieke (beheers)ingrepen binnen een strandnatuurreservaat vereist. Zolang erover gewaakt wordt dat menselijke activiteiten tot een minimum worden beperkt, zal de typische benthische fauna zich handhaven.

Binnen de supralittorale zone lijkt het aangeraden de natuurlijke processen hun gang te laten gaan door menselijke ingrepen (o.a. strandreiniging en betreding) te mijden zodat een 'volwassen' supralittorale benthische fauna zich kan ontwikkelen. Op deze manier zorgen strandnatuurreservaten ervoor dat de mariene fauna, die een cruciale trofische rol op zandstranden vervult, zich ten volle kan ontwikkelen.

In het geval van 'De Baai van Heist' dient echter ook rekening gehouden te worden met de zoutwaterpoel, waarin zich een heel specifieke – en voor Vlaamse stranden unieke – mariene fauna heeft ontwikkeld. Verzanding van de poel zal ongetwijfeld leiden tot het verdwijnen van deze fauna. Een gepast beheer ter vrijwaring van dit habitat lijkt hier dan ook onontbeerlijk.

Conclusies

Alhoewel zandstranden op het eerste zicht niet gastvrij voor bentisch leven en ecologisch oninteressant lijken, toonde een gedetailleerd onderzoek de aanwezigheid van een rijke en typische benthische fauna op de Vlaamse stranden aan. Elk van de soorten wordt verondersteld een belangrijke rol in het strandecosysteem te vervullen. Verschillende organismen vormen een belangrijke voedselbron voor strandvogels bij laagwater, terwijl bij hoogwater verschillende vissoorten in de intergetijdenzone naar voedsel zoeken (foerageerfunctie). Daarenboven is het habitat van de Vlaamse stranden onmisbaar voor de juveniele levensstadia van verschillende vissoorten (refugiumfunctie). Bijgevolg zijn de Vlaamse stranden niet uitsluitend belangrijk voor het toerisme, maar hebben ze zeker ook een grote mariene ecologische waarde. De erkenning van deze ecologische waarde als broed- en foerageergebied voor strandvogels leidde reeds tot de afbakening van twee Vlaamse strandreservaten: 'De Baai van Heist' (1997) en 'De IJzermonding' (2000). Spijtig genoeg vinden – buiten deze reservaten – nog steeds tal van menselijke activiteiten (o.a. verwijderen van de vloedmerklijn) onoordeelkundig plaats. Alhoewel de gevolgen hiervan op de ecologie van de Vlaamse stranden (voorlopig) slechts moeilijk kunnen worden ingeschat, wordt toch een drastische impact op het benthische leven verwacht. Binnen de strandnatuurreservaten wordt geadviseerd voorrang te geven aan natuurlijke processen en menselijke activiteiten (inclusief beheersmaatregelen) tot een minimum te beperken. Enkel het behoud van de zoutwaterpoel in 'De Baai van Heist' vergt een gepast beheer.

Referenties

- Anoniem. 1998. Hydrometeogegevens jaaroverzicht 1997. Deel 2, Statistische verwerkingsresultaten. Golfregistraties (Tabellen). Report Coastal Waterways Division, Ministry of the Flemish Government, Oostende.
- Beyst B., A. Cattijssse & J. Mees. 1999. Feeding ecology of juvenile flatfishes of the surf zone of a sandy beach. *J. Fish Biol.*, 55: 1171-1186.
- Beyst B., K. Hostens & J. Mees. 2001a. Factors influencing fish and macrocrustacean communities in the surf zone of sandy beaches in Belgium: temporal variation. *J. Sea Res.*, 46: 281-294.
- Beyst B., D. Buysse, A. Dewicke & J. Mees. 2001b. Surf zone hyperbenthos of Belgian sandy beaches: seasonal patterns. *Est. Coast. Shelf Sci.*, 53: 877-895.
- Beyst B., J. Vanaverbeke, M. Vincx & J. Mees. 2002. Tidal and diurnal periodicity in macrocrustaceans and demersal fish of an exposed sandy beach, with special emphasis on juvenile plaice (*Pleuronectes platessa* L.). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 225: 263-274.
- Beyst B. & J. Mees (submitted a). Factors influencing the spatial occurrence of surf zone hyperbenthos of Belgian sandy beaches. *Est. Coast. Shelf Sci.*
- Beyst B., K. Hostens & J. Mees (submitted b). Factors influencing the spatial variation in fish and macrocrustacean communities in the surf zone of sandy beaches in Belgium. *J. Mar. Biol. Ass. UK*.
- Buyse D. 1999. Seizoenale patronen in het hyperbenthos van zandstranden. Licentiaatsthesis, Universiteit Gent, Gent.
- De Backer A. 2001. De macrofauna ter hoogte van de vloedmerklijn op Vlaamse stranden. Licentiaatsthesis, Universiteit Gent, Gent.
- Degraer S., L. De Neve, I. Mouton & M. Vincx 1999a. Zonation and community structure of the macrobenthos of a macrotidal, ultra-dissipative sandy beach: Summer - Winter comparison. *Estuaries*, 22: 742-752.
- Degraer S., M. Vincx, P. Meire & H. Offringa. 1999b. The macrozoobenthos of an important wintering area of the common scoter (*Melanitta nigra*). *J. mar. biol. Ass. UK*, 79: 243-251.
- Degraer S., A. Volckaert & M. Vincx (in druk). Macrobenthic zonation patterns along a morphodynamical continuum of macrotidal, low tide bar/rip and ultra-dissipative sandy beaches. *Est. Coast. Shelf Sci.*
- De Neve L. 1996. Het effect van antropogene invloeden op de macrobenthische gemeenschappen van de intergetijdenzone ter hoogte van Koksijde. Licentiaatsthesis, Universiteit Gent, Ghent.
- D'Hondt I. 1999. Tidale, diurnale en semilunaire ritmes in het hyperbenthos van het strand van Lombardsijde. Licentiaatsthesis, Universiteit Gent, Gent.

- Elliott B., S. Degraer, M. Burséy & M. Vincx. 1997. Intertidal zonation of macroinfauna on a dissipative, sandy beach at De Panne (Belgium): A pilot study. *Biol. Jaarb. Dodonea*, 64: 92-108.
- Engledow H., G. Spanoghe, A. Volckaert, E. Coppejans, S. Degraer, M. Vincx & M. Hoffmann. 2001. Onderzoek naar (1) de fysische karakterisatie en (2) de biodiversiteit van strandhoofden en andere harde constructies langs de Belgische kust. Eindrapport van de onderhandse overeenkomst dd. 17.02.2000 i.o.v. de Afdeling Waterwegen Kust van het ministerie van de Vlaamse Gemeenschap, IN.D.2001.20.
- Gheskiere T., E. Hoste, L. Kotwicki, S. Degraer, J. Vanaverbeke & M. Vincx (in druk). The sandy beach meiofauna and free-living nematodes from De Panne (Belgium). In: Peeters, M. & J. Van Goethem (eds), *Proceedings of the symposium 'Status and trends van de Belgische fauna met bijzondere aandacht voor exotische soorten'*, Brussel, 14-12-2001, *Bulletin of the Royal Belgian Institute of Natural Sciences, Biology Suppl.*
- Hoste E. 2001. Zonering van meiofauna in een Atlantisch en Baltisch zandstrand. Licentiaatsthesis, Universiteit Gent, Gent.
- Lock K. 1996. Intertidale hyperbenthische gemeenschappen van zandstranden. Licentiaatsthesis, Universiteit Gent, Gent.
- Lock K., B. Beyst & J. Mees. 1999. Circadiel patterns in the tidal plankton of a sandy beach in Zeebrugge (Belgium). *Belg. J. Zool.*, 129: 339-352.
- Masselink G. & A.D. Short. 1993. The effect of tide range on beach morphodynamics and morphology: a conceptual beach model. *J. Coast. Res.*, 9: 785-800.
- McLachlan A., E. Jaramillo, T.E. Donn & F. Wessels. 1993. Sandy beach macrofauna communities and their control by the physical environment: a geographical comparison. *J. Coast. Res.*, 15: 27-38.
- Meert A. 1997. Ruimtelijke en sizoenale patronen in het epibenthos van zandstranden. Licentiaatsthesis, Universiteit Gent, Gent.
- Mouton I. 1996. De macrobenthische gemeenschappen van de intergetijdenzone ter hoogte van het natuurreservaat 'De Westhoek' (De Panne - Bray-Dunes). Licentiaatsthesis, Universiteit Gent, Gent.
- Van Waeyenberghe J., J. Seys, K. De Vos, P. Meire & E. Kuijken. 1999. Advies betreffende de ringactiviteiten in natuurreservaat Baai van Heist te Knokke-Heist. Nota IN 99/59.
- Volckaert A. 1998. Het macrobenthos van de intergetijdenzone van Vlaamse stranden. Licentiaatsthesis, Universiteit Gent, Gent.
- Weslawski J.M., A. Stanek, A. Siewert & N. Beer. 2000. The sandhopper (*Talitrus saltator*, Montagu 1818) on the Polish Baltic coast. Is it a victim of increased tourism? *Oceanological studies*, 29:77-87.
- Willekens J. 1998. Tidale, diurnale en semilunaire migraties in epibenthische strandgemeenschappen. Licentiaatsthesis, Universiteit Gent, Gent.